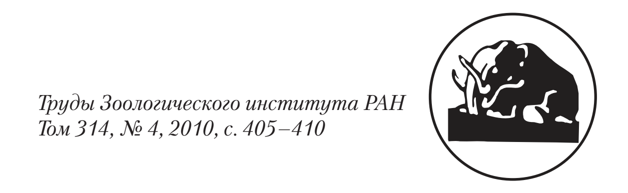
Труды Зоологического института РАН
Том 314, № 4, 2010, с. 405–410



УДК 597.553.2:576.312.37

КАРИОТИП ПРОХОДНОГО СИГА *COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* (GMELIN, 1788) РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА (БАССЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

П.Н. Ершов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: peteryershov@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

Исследован кариотип малотычинкового проходного сига р.Северная Двина. Хромосомный набор сига состоит из 9 пар двуплечих (8 пар мета- и 1 пара субметацентрических) и 31 пары одноплечих хромосом, 2n=80, NF=98. Обнаружена хромосомная изменчивость, связанная с гетероморфизмом метацентрических хромосом первой пары и с наличием добавочных хромосом.

Ключевые слова: Белое море, кариотип, сиг, хромосомная изменчивость

KARYOTYPE OF THE ANADROMOUS WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* (GMELIN, 1788) FROM THE NORTHERN DVINA RIVER (WHITE SEA BASIN)

P.N. Yershov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: peteryershov@yandex.ru

ABSTRACT

The karyotype of anadromous whitefish from the Northern Dvina River was examined. The chromosomal complement consists of 9 pairs of biarmed chromosomes (8 pairs of meta- and 1 pair of submetacentrics) and 31 pairs of uniarmed (subtelo- and acrocentric) chromosomes, 2n=80, NF=98. The variability in the length of metacentrics of the first pair and the number of B-chromosomes was found.

Key words: White Sea, karyotype, whitefish, chromosomal variability

ВВЕДЕНИЕ

Малотычинковый ледовитоморский сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788)* имеет обширный ареал и образует ряд экологических форм, в том числе в бассейне Белого моря. Повышенный интерес к беломорскому сигу обусловлен тем, что, во-первых, данный регион занимает краевое положение в ареале пыжьяна, и во-вторых, здесь происходит перекрывание ареалов мало- и многотычинковых сигов, причем в некоторых водоемах эти формы обитают симпатрически. Помимо традиционного морфоэкологического подхода большое значение при изучении внутривидовой изменчивости сигов, их происхождения и расселения имеют также кариологический и другие генетические методы. Ранее были изучены кариотипы проходного малотычинкового сига рек Кереть

*Название подвида приведено по классификации Ю.С. Решетникова (1980, 1998). Согласно другим взглядам сиг-пыжьян рассматривается как вид *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789) (Kottelat 1997; Богуцкая и Насека 2004).

(Кандалакшский залив) и Варзуга бассейна Белого моря (Ершов 1990; Ершов и Лайус 1993). Цель настоящей работы заключалась в изучении кариотипа сига из р. Северная Двина (Двинской залив).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили сборы сигов, проведенные в конце августа–сентябре 1988 и 1997 гг. в р. Северная Двина в районе п. Верхняя Тойма и г. Котлас. Рыб отлавливали неводом. Препараты хромосом приготавливали по методу колхициновых инъекций (Gold 1974; Шеленкова 1986). Для приготовления препаратов использовали суспензию клеток головного отдела почки рыб. Хромосомы окрашивали 4% раствором красителя Гимза в фосфатном буфере (pH 6.8). Полученные препараты просматривали под микроскопом Amplival. Анализировали не менее 5 метафазных пластинок у каждой особи сига. Исследованы кариотипы 27 половозрелых особей малотычинкового проходного сига.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У всех исследованных рыб кариотип состоит из 9 пар двуплечих (8 пар мета- и 1 пара субметацентрических) и 31 пары одноплечих хромосом, 2n=80, NF=98. Метацентрические хромосомы образуют ряд плавно уменьшающихся по длине хромосом. Субметацентрические хромосомы по размерам сходны с хромосомами первых пар метацентрического ряда. Среди одноплечих хромосом первая пара легко идентифицируется по величине. Хромосомы этой пары примерно в 1.5 раза превосходят по длине хромосомы следующей пары. Остальные одноплечие хромосомы можно также расположить в ряд плавно убывающих по длине хромосом. Среди одноплечих хромосом выявляется не менее двух пар субтелоцентрических хромосом. У нескольких особей помимо типичных кариотипов обнаружены клетки с хромосомным набором 2n=79, NF= 98 (19 двуплечих хромосом), что свидетельствует о перестройке робертсоновского типа.

В кариотипе самцов и самок сига обнаружен гетероморфизм метацентрических хромосом первой пары. У 6 из 27 исследованных особей в хромосомных наборах отмечена одна или две крупные метацентрические хромосомы (Рис. 1А). Характерно, что изменчивость длины плеч затрагивает в основном одного из гомологов. Крупная метацентрическая хромосома первой пары по своим размерам приблизительно в 1.5 раза превышает длину гомологичной хромосомы. Такие крупные хромосомы наблюдались на метафазных пластинках с различной степенью спирализации хромосом.

Кроме хромосом основного набора у 15 из 27 рыб (7 самок и 8 самцов) обнаружены добавочные В-хромосомы (Рис. 1В). Эти мелкие и, как правило, акроцентрические хромосомы встречались в клетках в количестве от 1 до 7 шт., однако у большинства особей их число в кариотипе составляло 1–2 шт. У всех сигов с добавочными хромосомами в наборах выявлен мозаицизм по их числу. У некоторых рыб в кариотипах наблюдались относительно крупные добавочные хромосомы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Кариотип сига р. Северная Двина по числу хромосом, их морфологии и числу хромосомных плеч не отличается от описанных ранее кариотипов сига других рек Белого моря – Кереди и Варзуги (Ершов 1990; Ершов и Лайус 1993) (Табл. 1). Более того, во всех трех исследованных популяциях сига отмечена сходная хромосомная изменчивость, связанная с гетероморфизмом первой пары метацентрических хромосом и с наличием В-хромосом. В отличие от сига р. Кереть, у сига рек Варзуга и Северная Двина не обнаружен внутрипопуляционный робертсоновский полиморфизм. Однако у сига из этих рек, помимо клеток с типичным набором, в незначительном количестве встречены клетки с 2n=79, NF=98 и 2n=81, NF=98, свидетельствующие о перестройках робертсоновского типа. Следует заметить, что сходство в структуре кариотипа и в характере хромосомной изменчивости у беломорского сига наблюдается в популяциях, удаленных друг от друга на значительные расстояния и отличающихся по биологическим показателям рыб – скорости роста, возрасту наступления половозрелости, морфологическим признакам (Ершов 1989; Ершов и Дирин 1995; Вшивцев и Драганов 1987). Данное обстоятельство позволяет нам предполагать, что на популяционном уровне сиг-пыжьян в бассейне Белого моря имеет стабильный модаль-

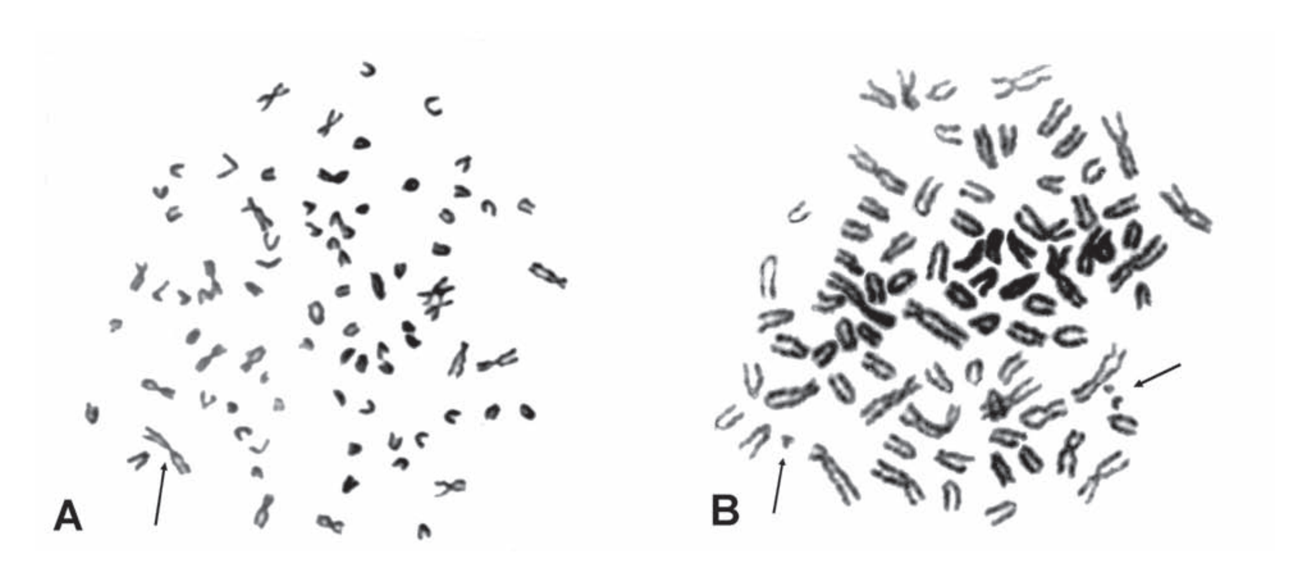


Рис. 1. Крупная метацентрическая хромосома (А) и добавочные хромосомы (В) в кариотипе сига р. Северная Двина (указаны стрелками).

Fig. 1. Large metacentric chromosome (A) and B-chromosomes (B) in the karyotype of whitefish from the Northern Dvina River (arrows).

ный кариотип 2n=80, NF=98. В то же время данные анализа аллозимной изменчивости, а также данные, полученные в результате ПЦР-ПДРФ анализа ND1 фрагмента митохондриальной ДНК, свидетельствуют о наличии генетической дифференциации малотычинкового сига в бассейне Белого моря (реки Кереть, Умба, Сев. Двина и др.) (Шубин и др. 1997; Боровикова и др. 2005; Сендек и др. 2009).

В Таблице 1 приведены данные по структуре кариотипа пыжьяна из разных популяций.

Видно, что сиг из бассейна р. Обь существенно отличается от других пыжьянов по диплоидному числу хромосом и числу хромосомных плеч (Кайданова 1983). Одной из возможных причин наблюдаемых различий могут являться методические погрешности, поскольку Кайданова (1983; 1988) использовала для анализа хромосом давленые препараты. Во всяком случае, для прояснения вопроса о структуре кариотипа сига из р. Обь необходимо проведение дополнительных исследований. У сига рек Чаун, Енисей и Анадырь (Викторовский и Ермоленко 1982; Викторовский и др. 1983; Фролов 1988, 2000) число двуплечих хромосом (11 пар) и, соответственно, число хромосомных плеч (2n=80, NF=102) оказалось выше, чем у беломорского (Табл. 1). Среди двуплечих хромосом авторы выделяют в хромосомном наборе пыжьяна из рек Сибири и Дальнего Востока до 5 пар субметацентрических хромосом, в то время как по нашим данным в кариотипе беломорского сига можно выделить только одну пару субметацентриков (Ершов и Лайус 1993). Кроме того, среди выделенных ими субметацентрических (СМ) хромосом присутствуют хромосомы, по своей морфологии близкие к одноплечим субтелоцентрическим (СТ). Ранее мы предположили, что именно различиями в трактовке морфологии СМ-СТ хромосом обусловлены наблюдаемые расхождения в числе хромосомных плеч у сига-пыжьяна из западной и восточной частей ареала (Ершов и Лайус 1993). Несколько позже Фролов (2000), рассматривая выделенные им пары субметацентрических хромосом у сиговых рыб, подметил, что хромосомы пятой пары «являются СМ-СТ с очень короткими вторыми плечами у всех подвидов *C. lavaretus* ...» (с. 132) и привел в качестве примера кариограмму сига-пыжьяна р. Анадырь. В связи с вышеизложенным мы полагаем, что говорить о существовании отличий в структуре кариотипа у пыжьяна из бассейна Белого моря и сига из рек Енисей, Анадырь и Чаун преждевременно. Очевидно, что для корректного сравнения хромосомных наборов сигов-пыжьянов, а также сигов других подвидов *C. lavaretus* (Linnaeus, 1758), визуального рассмотрения морфологии

Таблица 1. Признаки кариотипа сига-пыжьяна из различных популяций.
Table 1. The karyotype characteristics of whitefish from different populations.

Популяция (Population)	2n	NF	Хромосомная формула (Chromosome formulae)	В-хромосомы (B-chromosomes)	Число рыб (Number of fishes)	Источник данных (Source of data)
р. Кереть (Keret' River)	80 79	98 98	16m+2sm+62sta 17м+ 2sm+60sta	+ +	18 3	Ершов и Лайус 1993
р. Варзуга (Varzuga River)	80	98	16m+2sm+62sta	+	34	Ершов 1990
р. Северная Двина (Northern Dvina River)	80	98	16m+2sm+62sta	+	27	настоящая работа (this paper)
р. Чаун (Chaun River)	80	102	14m+8sm+58sta	–	11	Викторовский и Ермоленко 1982
р. Енисей (Enisey River)	80	102	22msm+58sta	–	4	Викторовский и др. 1983
р. Анадырь (Anadyr' River)	80	102	22msm+58sta	–	8	Викторовский и др. 1983
р. Анадырь (Anadyr' River)	80	102	12m+10sm+58sta	–	10	Фролов 1988, 2000
Бассейн р. Обь (Ob' River basin)	76	96	20msm+56sta	–	–	Кайданова 1983

Примечание: m – метацентрические; sm – субметацентрические; st – субтелоцентрические; a – акроцентрические хромосомы. Знак плюс обозначает наличие В-хромосом в наборе, а знак минус – их отсутствие.

Note: m – metacentric; sm – submetacentric; st – subtelocentric; a – acrocentric chromosomes. "+" indicates presence of the B-chromosomes; "–" – their absence.

хромосом по кариограммам, представленным в опубликованных работах, явно недостаточно. Для этих целей необходимо привлечение различных методов генетического анализа и дифференциального окрашивания хромосом, широко и успешно используемых в последние годы. Так, изменчивость размеров метацентрических хромосом первой пары, описанная у беломорского проходного сига рек Кереть и Варзуга (Ершов 1990; Ершов и Лайус 1993), позднее была обнаружена у сигов *C. lavaretus* из разных частей ареала (Jankun et al. 1995b; Jankun and Rab 1997; Jankun et al. 1998a; Jankun et al. 2007). Авторы выявили наличие внутрипопуляционного полиморфизма по размерам метацентриков первой пары, идентифицировали 3 варианта по длине короткого плеча (крупный/ средний/ короткий) и объяснили природу наблюдаемой изменчивости варьированием размеров гетерохроматиновых блоков. Применение же комплекса методов дифференциального окрашивания позволило исследователям точно идентифицировать 13 пар наиболее крупных хромосом в кариотипе сига из Померанского залива (Польша) (Jankun et al. 1998a).

Среди сигов *C. lavaretus pidschian* В-хромосомы к настоящему времени обнаружены только у пыжьяна из рек Белого моря, т.е. в популяциях из западной части ареала. Кроме того, добавочные хромосомы описаны в кариотипах сига *C. lavaretus* и европейской ряпушки *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) из водоемов Европы (Jankun et al. 1991, Jankun et al. 1995a, b, Jankun et al. 1998a, b, Jankun et al. 2007), чира *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) и сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 из р. Анадырь (Фролов 1986а, б). Можно предположить, что В-хромосомы распространены гораздо шире в кариотипах сиговых рыб, чем до сих пор известно. Дальнейшие исследования на более широком материале позволят более полно изучить этот вид хромосомной изменчивости у разных форм и видов сигов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор приносит глубокую благодарность рецензентам Е.А. Дорофеевой (ЗИН) и Д.Л. Лайусу (СПбГУ) за ценные критические замечания к работе.

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

ЛИТЕРАТУРА

Богуцкая Н.Г. и Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресноводных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 389 с.

Боровикова Е.А., Гордон Н.Ю. и Политов Д.В. 2005. Генетическая дифференциация популяций сигов бассейна Белого моря. В кн.: А.Ф. Алимов (Ред.). Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11–14 октября 2004 г., Петрозаводск. Ин-т биологии КНЦ РАН, Петрозаводск: 62–66.

Викторовский Р.М. и Ермоленко Л.Н. 1982. Хромосомный набор чира и пыжьяна и вопросы дивергенции кариотипов сигов. *Цитология*, **24**(7): 797–801.

Викторовский Р.М., Ермоленко Л.Н., Макоедов А.Н., Фролов С.В. и Шевчишин А.А. 1983. Дивергенция кариотипов сигов. *Цитология*, **25**(11): 1309–1315.

Вшивцев А.С. и Драганов М.А. 1987. Полупроходной сиг *Coregonus lavaretus pidschian* Gmel. реки Варзуги. В кн.: Г.Г. Матишов (Ред.). Экологофизиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Наука, Ленинград: 84–87.

Ершов П.Н. 1989. Об изменчивости пластических признаков беломорских проходных сигов *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin). *Труды Зоологического института АН СССР*, **203**: 108–137.

Ершов П.Н. 1990. Хромосомный набор проходного сига реки Варзуги. В кн.: О.А. Скарлато (Ред.). Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тезисы докладов IV региональной конференции (Архангельск, сентябрь 1990). СевПИНРО, Архангельск: 153–154.

Ершов П.Н. и Лайус Д.Л. 1993. Хромосомная изменчивость проходного малотычинкового сига *Coregonus lavaretus pidschian* р. Кереть бассейна Белого моря. *Цитология,* **35**(11/12): 86–95.

Ершов П.Н. и Дирин Д.К. 1995. Сиг. В кн.: О.А.Скарлато (Ред.). Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. ЗИН РАН, Санкт-Петербург: 88–103.

Кайданова Т.И. 1983. Сравнительно-кариологический анализ пяти видов сиговых рыб. В кн.: И.А. Бурцев (Ред.). Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. Легкая и пищевая промышленность, Москва: 73–78.

Кайданова Т.И. 1988. О состоянии кариологических исследований сиговых рыб. В кн.: Ю.С. Решетников и О.А. Попова (Ред.). Биология сиговых рыб. Наука, Москва: 48–57.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Наука, Москва, 300 с.

Решетников Ю.С. 1998. Сем. 6. Coregonidae. В кн.: Ю.С. Решетников (Ред.). Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. Наука, Москва: 41–48.

Сендек Д.С., Новоселов А.П., Студенов И.И. и Гуричев П.А. 2009. Происхождение сигов Беломорско-Кулойского плато. В кн.: М.В. Католикова (Ред.). Материалы XI научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПбГУ, Санкт-Петербург: 5–24.

Фролов С.В. 1986а. Добавочные хромосомы в кариотипе чира. *Цитология*, **28**(2): 215–219.

Фролов С.В. 1986б. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у сибирской ряпушки. *Цитология*, **28**(7): 740–744.

Фролов С.В. 1988. Природа вариабельности кариотипов у лососевых рыб. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Институт биологии моря ДВО АН СССР, Владивосток, 20 с.

Фролов С.В. 2000. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Дальнаука, Владивосток, 229 с.

Шеленкова Н.Ю. 1987. Исследование кариотипов двух видов тихоокеанских лососей – *Oncorhynchus nerka* и *O. kisutch* – методом окрашивания на С-блоки. *Цитология*, **29**(1): 100–104.

Шубин Ю.П., Челпанова Т.И., Ефимцева Э.А. и Шубин П.Н. 1997. Генетическая дифференциация жилой и полупроходной форм сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian*. *Вопросы ихтиологии*, **37**(5): 634–638.

Gold J.R. 1974. A fast and easy method for chromosome karyotyping in adult teleosts. *The Progressive Fish-Culturist*, **36:** 169–171.

Jankun M., Rab P. and Vuorinen J. 1991. A karyoptype study of vendace, *Coregonus albula* (Pisces, Coregoninae). *Hereditas*, **115**: 291–294.

Jankun M., Klinger M. and Woznicki P. 1995a. Chromosome variability in European vendace (*Coregonus albula* L.) from Poland. *Caryologia*, **48**: 165–172.

Jankun M., Rab P., Vuorinen J. and Luczynski M. 1995b. Chromosomal polymorphism in *Coregonus lavaretus* populations from two locations in Finland and Poland. *Advances in Limnology*, **46**: 1–11.

Jankun M. and Rab P. 1997. Multiple polymorphism of chromosome no. 1 in the karyotype of whitefish, *Coregonus lavaretus* (Salmonidae) from lake system Saimaa, Finland. *Caryologia,* **50**(2): 185–195.

Jankun M., Ocalewicz K. and Woznicki P. 1998a. Replication, C- and fluorescent chromosome banding patterns in European whitefish, *Coregonus lavaretus* L. *Hereditas*, **128**: 195–199.

Jankun M., Boron A., Kirtiklis L., Kirchhofer A., Woznicki P. and Luczynski M. 1998b. Cytogenetic and biochemical studies on European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from Switzerland. *Advances in Limnology*, **50**: 363–369.

Jankun M., Woznicki P., Ocalewicz K. and Furgala-Selezniow G. 2007. Chromosomal evolution in the three species of Holarctic fish of the genus Coregonus (Salmoniformes). *Advances in Limnology*, **60**: 25–37.

Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation. *Biologia*, **52:** 1–271.

Представлена 30 октября 2010; принята 3 ноября 2010.